Über die Lebensweise der Uferflora.

Von

Prof. Dr. **H. Glück.**

Zunächst sei bemerkt, daß die im folgenden gemachten Darstellungen nur ein skizzenhaftes Bild sind der von mir auf Grund vieler Beobachtungen und Kulturen ausgeführten Untersuchungen über die Uferflora. Diejenigen, die sich für den Gegenstand näher interessieren, möchte ich verweisen auf den demnächst bei G. Fischer in Jena erscheinenden III. Band meiner »Morphologischen und biologischen Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse«.

Mit Rücksicht auf das jeweilige Wasserbedürfnis, welches dem Standortsoptimum der Wasser- und Sumpfgewächse entspricht, kann man drei biologische Sippen unterscheiden, die sich am besten bezeichnen lassen als

1) die submerse Flora.
2) Die Schwimmblattflora.
3) Die Uferflora.

Das Standortsoptimum, d. h. derjenige Standort, in dem sowohl vegetative als auch fruktifikative Organe ihre günstigste Entwicklung erfahren, ist für die submerse Flora dann gegeben, wenn die Pflanze entweder völlig submers bleibt und auch submers blüht und fruktifiziert z. B. (*Najas*, *Zanichellia*, *Subularia*, *Elatine*-Arten, *Isoëtes*), oder wenn abgesehen von den submersen Vegetationsorganen nur die Blütenstände resp. Einzelblüten sich über den Wasserspiegel erheben (z. B. *Hottonia palustris*, *Lobelia Dortmanna*, unsere einheimischen Utricularien, viele Potameen etc.).

Das Standortsoptimum für die Schwimmblattflora ist dann gegeben, wenn die Pflanze mit ihren Blättern auf dem Wasserspiegel schwimmt, im übrigen submers bleibt, während die Blüten resp. Blütenstände sich ebenfalls über das Wasser erheben; hierher zählen die Nymphaeaceen, *Hydrocharis*, *Limnanthemum*, gewisse Alismaceen (*Caldesia*, *Elisma* u. a.), *Lemna* etc.

Das Standortsoptimum für die Uferflora ist dann gegeben, wenn die Pflanze an der Basis oder höchstens bis zur Hälfte untergetaucht bleibt, während die Blattflächen auf langen Stielen sich senkrecht über den Wasser-

spiegel erheben und ebenso auch die Blüten, resp. Blütenstände (z. B. *Acorus Calamus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus palustris*).

Was die Wassertiefe anlangt, so können die submersen Gewächse in die verhältnismäßig größte Tiefe hinabsteigen, die Schwimmblattgewächse sind an geringere Wassertiefe gebunden, welche bestimmt wird durch die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele, die sich immerhin in einem recht beträchtlichen Spielraum bewegt. Die Uferflora endlich bildet die äußerste Zone der Wasserflora, die der geringsten Wassertiefe entspricht. Die Uferflora zeigt vielfache Beziehungen zur submersen und zur Schwimmblattflora, indem viele hierher zählende Pflanzen in gewissen Perioden ihres Lebens (meist im Jugendstadium) eine submerse oder schwimmende Lebensweise führen. Aber auch zwischen den einzelnen oben gekennzeichneten Sippen existiert keine tatsächliche Grenze; es gibt gewisse Arten der submersen und Schwimmblattflora, die ganz oder teilweise zum Landleben übergehen können, die sich also dann ähnlich wie Uferpflanzen verhalten; ebenso können aber auch Uferpflanzen oder Schwimmblattgewächse zur submersen Lebensweise für lange Zeit übergehen; wobei dann das Luftblatt, resp. Schwimmblatt durch ein submerses Blatt ersetzt wird.

Ich werde mich im folgenden beschränken auf die Uferflora, da die submerse und Schwimmblattflora an anderer Stelle behandelt werden soll.

Bevor wir jedoch an unser Thema herantreten, seien einige Termini kurz erläutert, die für uns von Wichtigkeit sind.

Wenn wir die vegetative Entwicklung einer Pflanze betrachten mit Rücksicht auf die Blattbildung, so können wir da im allgemeinen zwei große Gruppen unterscheiden, die ich im Anschluß an den von Goebel gemachten Vorschlag bezeichne als homoblastische und heteroblastische Arten. Homoblastisch nennen wir die vegetative Entwicklung einer Pflanze dann, wenn die sich stufenweise folgenden Blattorgane nicht wesentlich von einander verschieden sind. Heteroblastisch nennen wir die vegetative Entwicklung dann, wenn die sich stufenweise folgenden Blattorgane wesentlich von einander verschieden sind. Die erstgenannten besitzen also im allgemeinen nur eine Blattform wie *Scirpus*, *Butomus*, *Pilularia* etc. Die letztgenannten dagegen mindestens zwei Blattformen wie z. B. alle Alismaceen, die meisten Umbelliferen etc., die wir dann wieder unterscheiden als Primärblatt, das sich zuerst bildet und Folgeblatt, das später entsteht. Es sei jetzt gleich darauf hingewiesen, daß überall da, wo Wasserblätter vorhanden sind, die von den Luftblättern wesentlich abweichen, die ersteren Primärblattbildungen sind. Sie sind als solche hinsichtlich ihrer Entstehung nicht abhängig von dem umgebenden Wasser, wie das viele auch heute noch irrtümlich glauben. Die vielen von mir angestellten Versuche zeigen, daß die Primärblätter (»Wasserblätter«) bei allen mir jetzt bekannten heteroblastischen Arten außerhalb des Wassers ebenfalls zur Entwicklung kommen. Abgesehen von kleineren morphologischen Differenzen besteht der wich-

tigste Unterschied zwischen dem submersen Primärblatt und dem der atmosphärischen Luft darin, daß letzteres stets in geringerer Anzahl, nur für kurze Zeit und in viel kleineren Dimensionen als ersteres zur Entfaltung kommt.

In biologischer Hinsicht können wir bei den Vertretern der Uferflora vier Standortsformen unterscheiden. a. Landformen: alle außerhalb des Wassers befindlichen Individuen; b. Wasserformen: alle submers lebenden Individuen; c. Schwimmblattformen: Individuen, die mit der Blattfläche auf dem Wasserspiegel schwimmen; d. Seichtwasserformen: Individuen, die eine Mittelstellung einnehmen zwischen a. und b. oder a. und c. Sie charakterisieren das Standortsoptimum der Uferflora; und somit sind die allermeisten im Freien beobachteten Formen Seichtwasserformen, die ursprünglich als Wasser- oder Schwimmblattformen leben, um sich später über den Wasserspiegel zu erheben. Für das Studium der Anpassungsfähigkeit sind natürlich am geeignetsten die extremen Formen, die vor allen Dingen mit einander zu vergleichen sind, wie das bei der Darstellung im nachfolgenden auch geschehen soll.

Hinsichtlich ihrer Anpassungsfähigkeit legen die einzelnen Glieder der Uferflora eine große Variabilität an den Tag; nicht nur die Art und Weise, wie die einzelnen Individuen auf den Standortswechsel reagieren, ist sehr verschieden, sondern auch die jeweilige Reaktionsgeschwindigkeit, mit der dies geschieht. Im allgemeinen lassen sich zwei große Gruppen unterscheiden; die ich mit α und β, als die äußere und innere bezeichne; die äußere ist mehr dem Landleben und die innere mehr dem Wasserleben angepaßt.

Die äußere Zone α begnügt sich also im Durchschnitt mit einer geringeren Wasserzufuhr als die innere; und das Optimum für die Entwicklung der äußeren Zone ist dann gegeben, wenn Sprosse und Blätter sich von Luft umgeben sehen, während die Basis vom Wasser durchtränkt bleibt. Sind nun diese Pflanzen genötigt ganz unter Wasser zu wachsen, so findet nicht nur Unterdrückung der Blütenbildung, sondern Reduktion aller vegetativen Teile statt, wobei besonders eine starke Verkleinerung der Blattfläche charakteristisch ist. Bei der inneren Zone β dagegen findet genau der umgekehrte Prozeß statt, wenn sie genötigt sind, sich einer tieferen Wasserregion anzupassen. Sprosse und Blätter erfahren eine starke Vergrößerung, während die Fruktifikation auch da ganz oder teilweise in den Hintergrund gedrängt wird.

Wir betrachten zunächst die äußere Zone α, aus der ich folgende Vertreter näher studierte:

1) Formen mit linealen sitzenden Blättern:

Triglochin maritimum. *Acorus Calamus.*
Typha angustifolia. *Iris Pseud-Acorus.*

2) Formen mit lanzettlichen bis eilänglichen sitzenden Blättern:

Epipactis palustris.
Illecebrum verticillatum.
Galium palustre.
Galium elongatum.
Galium debile.
Glaux maritima.
Lysimachia vulgaris.
Lysimachia thyrsiflora.

3) Formen mit spateligen sitzenden Blättern:

Pyrethrum Clausonis.

4) Formen mit gestielten und ungeteilten Blättern:

Hydrocotyle vulgaris.
Saururus cernuus.
Caltha palustris.
Polygonum Bistorta.
Stachys palustris.
Scutellaria galericulata.
Rumex Hydrolapathum.

5) Formen mit gestielten und geteilten Blättern:

Menyanthes trifoliata.
Lotus uliginosus.
Potentilla reptans.
Ranunculus repens
Cicuta virosa.

Die meisten dieser Arten können als homoblastisch bezeichnet werden, und da wo Primärblätter zur Entfaltung kommen, sind dieselben doch so schwach entwickelt, daß sie für uns von keiner Bedeutung sind.

Obwohl von diesen Pflanzen submerse Formen nicht bekannt sind, so sind dieselben doch befähigt, sich der submersen Lebensweise anzupassen. Es ist mir gelungen, solche submerse Formen zum Teil im Freien aufzufinden, und zum Teil in der Kultur in 50—200 cm tiefem Wasser zu züchten. Die von mir schon mehrere Jahre lang fortgesetzten Versuche führen zu folgendem Resultat:

Das Standorts-Optimum für diese Pflanzen ist dann gegeben, wenn sie an ihrer Basis vom Wasser umspült sind, während der weitaus größte Teil von Luft umspült bleibt; werden jedoch diese Pflanzen genötigt völlig submers zu leben, wie das auch in entsprechend angestellten Kulturversuchen geschah, so erfahren sie eine dementsprechende Reduktion:

a. Überall da wo in atmosphärischer Luft verzweigte Sproßachsen gebildet werden, kann die Entwicklung der Seitenachsen bald ganz unterdrückt, bald auf ein Minimum beschränkt werden.

b. Die außerhalb des Wassers sonst straff stehenden Sproßachsen werden bei submerser Lebensweise oft schlaff und neigen sich bogig beim Ausheben aus dem Wasser, was auf eine mangelhafte Ausbildung der mechanischen Elemente zurückzuführen ist.

c. Die submers gebildete Blattfläche erleidet im Vergleich zu der in

der Luft gebildeten stets eine starke Reduktion; bei mehrfach fiederschnittigen Blättern (Cicuta) ist die Verzweigung des Blattes stets eine geringere als die der Luftspreite.

d. Das Wurzelsystem und oft auch die unterirdischen Rhizome der lange Zeit unter Wasser kultivierten Pflanzen erfährt stets eine Reduktion, oft ein allmähliches Absterben.

e. Die Blütenbildung wird bei submerser Lebensweise stets ganz unterdrückt.

Einige Beispiele seien hier angeführt: Die Landform von *Lysimachia vulgaris* wird 75—110 cm hoch, und ist in der mittleren und oberen Region stets reich verzweigt. Die in 80—90 cm tiefem Wasser kultivierte Form ist 20—60 cm hoch, unverzweigt oder selten mit 1—2 Seitenästen versehen. Die Internodien der Landpflanze sind 20—67 mm lang und stumpfkantig, die der Wasserform sind 5—30 (50) mm lang und besitzen nur gelegentlich noch Andeutungen von Kanten. Die Blätter, die stets in 2—3-zähligen Quirlen stehen, sind bei der Wasserform auf $^1/_3$—$^1/_4$ der ursprünglichen Größe reduziert und werden 10—32 (48) mm lang und 2,5—10 mm breit. Das Luftblatt ist an der Basis oft in ein kleines 2—4 mm langes Stielchen zusammen gezogen, das Wasserblatt jedoch ist stets sitzend. Beim Luftsproß sind Stengel und Blattunterseite fein behaart, beim Wassersproß stets kahl. Die Lufttriebe erzeugen am Ende aller Achsen zahlreiche Blüten; die Wassertriebe jedoch bleiben stets steril.

Bei *Illecebrum verticillatum* bildet die in den kleinen Süßwassersümpfen Algeriens im März und April weit verbreitete Wasserform 1—2 Fuß lange, fadendünne Achsen mit oft mehrere Zentimeter langen Gliedern, die an den Knoten winzige lanzettliche dekussierte Blattquirle tragen; die Landform dagegen erzeugt horizontal hingestreckte meist fingerlange Achsen mit dicht gedrängten Blattquirlen, die alle kleine weißliche Blüten produzieren. *Galium palustre* bildet eine ähnliche reduzierte Wasserform, die bei uns in kleinen Bächen besonders im Winter und Frühling oft schöne schwellendgrüne Rasen bildet. Weit verbreitet sind auch die Wasserformen von *Hydrocotyle vulgaris*, deren Spreite oft einen umgeschlagenen Rand besitzt und meist kaum 1 cm im Durchmesser erreicht, aber auch die Wasserformen von *Caltha palustris*, *Scutellaria galericulata*, *Polygonum Bistorta*, *Potentilla reptans* und *Rumex Hydrolapathum* habe ich im Freien beobachtet; während alle übrigen durch die Kultur gewonnen wurden.

All diese Uferpflanzen können wohl ziemlich lange, nicht selten über 1 Jahr unter Wasser ihre Existenz fristen, gehen aber nach all zu langem Aufenthalt unter Wasser schließlich doch zugrunde.

Suchen wir nach einer Erklärung dieser Reduktionserscheinung, so dürfte dieselbe ungefähr folgendermaßen lauten: All diese Pflanzen sind von vornherein mehr Land- als Wasserpflanzen, d. h. ihre ganze Individualität ist in erster Linie dazu eingerichtet, in atmosphärischer Luft zu

leben. Ist aber die Pflanze genötigt ganz submers zu leben, so befindet sie sich in einem sehr ungünstigen Standort, und demzufolge findet eine Verkümmerung statt. Die Reduktion der Astbildung, das Ausbleiben der Blütenbildung ist offenbar zurückzuführen auf eine mangelhafte Ernährung, auf eine zu geringe Neubildung von organischer Substanz, die wiederum abhängt von ungenügender Luftzufuhr, von zu geringer Temperatur, von abgeschwächtem Sonnenlicht, von erschwerter Kohlensäureaufnahme. Die Pflanze dürfte also in der für sie ungünstigen Periode zum großen Teil wenigstens von den in ihr aufgespeicherten Reservestoffen leben; hierfür spricht auch das oft beobachtete allmähliche Absterben der Wurzeln oder Rhizome.

Ein Übergang der Wasserformen zum Landleben ist jederzeit möglich, sofern der Wechsel nicht zu plötzlich vor sich geht. Bringt man z. B. eine submers gehaltene Kultur unter eine große Glasglocke mit Dunst gesättigter Atmosphäre, so nehmen die ursprünglichen Wasserblätter zunächst eine dunklere Nuancierung an, ohne jedoch ihre Gestalt zu verändern, was ich auf Grund ausgeführter Messungen konstatierte, und leben oft noch mehrere Wochen lang fort. An der Sproßspitze findet gleichzeitig die Neubildung von Luftblättern statt und aus den Achseln der Wasserblätter beginnen da und dort Luftsprosse ihre Entstehung zu nehmen. Bei einem raschen Übergang vom Wasser- zum Landleben findet jedoch ein Absterben der Wassersprosse statt und die Pflanze sucht sich aus dem Rhizom zu erneuern.

Die Zahl derjenigen Pflanzen, die unter Wasser eine Reduktion in eben besagter Weise erfahren, ist jedenfalls eine recht beträchtliche und es dürften spätere Versuche den untersuchten Arten noch viele andere anreihen können. Auf Grund dieser Beobachtungen können wir uns jetzt eine Vorstellung machen, wie zahlreiche Pflanzen feuchter Wiesen sich verhalten, wenn sie ausnahmsweise genötigt sind für mehrere Monate unter Wasser ihre Existenz zu fristen. Wir wenden uns nun zur

Zone β,

deren Vertreter weit besser dem Wasserleben angepaßt sind. Sowohl homoblastische als heteroblastische Arten gehören hierher. Bei der Anpassung an das Wasserleben findet entweder die Bildung von untergetauchten Wasserblättern oder die von Schwimmblättern statt; beide lassen im Vergleich zu den äquivalenten Luftblättern eine Vergrößerung ihrer Blattfläche erkennen, die wir als eine zweckmäßige auffassen dürfen. Die große submerse Blattfläche gestattet eine viel ausgiebigere Ausnutzung der geringen im Wasser enthaltenen Luftmenge und außerdem kann sie die unter Wasser abgeschwächten Lichtstrahlen weit besser aufsaugen als eine kleine Blattfläche vom gleichen Volumen.

Die Schwimmblätter, die ebenfalls eine Flächenvergrößerung im Vergleich zu den entsprechenden Luftblättern erkennen lassen, sind lederartig und meist ganz, da sie auf die stete Wasserbewegung zu reagieren haben; sie nehmen, da sie der Grenzzone von Wasser und Luft angehören, eine Art Mittelstellung ein zwischen Wasser- und Luftbättern.

Bei den heteroblastischen Arten sind es mit Vorliebe die Primärblätter, welche sich dem Wasserleben anpassen.

Die zahlreichen Vertreter der Zone β lassen sich zweckmäßig folgendermaßen gruppieren:

A. Heteroblastische Arten mit Luft- und Wasserblättern. Flächenvergrößerung gering, fehlende oder nur geringe Flächenreduktion.

B. Homoblastische Arten mit Luft- und Wasserblättern; starke Flächenvergrößerung.

C. Homoblastische Arten mit Luft- und Schwimmblättern; starke Flächenvergrößerung.

D. Heteroblastische Arten mit Luftblättern und Wasserblättern; starke Flächenvergrößerung.

E. Heteroblastische Arten mit Luftblättern, Schwimmblättern und Wasserblättern; Schwimmblätter meist vergrößert.

F. Homoblastische Arten mit Luft- und Wassersprossen. Flächenvergrößerung von Sprossen, die als Assimilationsorgane dienen. Die Blätter sind zu scheidenartigen Gebilden reduziert.

Gruppe A

umfaßt heteroblastische Arten, die Luftblätter und submerse Wasserblätter bilden. Es steht diese erste Gruppe eigentlich auf der Grenze der zwei oben gekennzeichneten Zonen α und β. Das Wasserblatt läßt im Vergleich zum Luftblatt entweder eine nur geringe Flächenvergrößerung erkennen, oder keine, oder eine Flächenreduktion. Stets läßt sich eine Differenzierung in Primär- und Folgeblatt nachweisen; obgleich die Differenzen mitunter stark in den Hintergrund treten, so daß man sie nicht immer ohne weiteres wahrnimmt. Die Wasserblätter sind bald nur Primärblätter, wobei das Folgeblatt dann nicht zur Entwicklung kommt, bald aber Primär- und Folgeblätter zugleich; wobei die Anzahl der Primärblätter oft eine wesentlich größere ist als bei der entsprechenden Landpflanze. Sonst unterscheiden sich die Wasserformen noch von den Landformen durch längere und schlaffere Achsen sowie häufig durch schwächere Verzweigung.

Im folgenden gebe ich eine Liste der hierher zählenden Arten, wobei ich gleichzeitig die morphologische Deutung des Wasserblattes, sowie das gegenseitige Verhältnis von Luft- und Wasserblatt angebe.

Spezies:	Verhältnis der Wasserblattfläche zur Luftblattfläche	Deutung des Wasserblattes
Ranunculus reptans . . .	nicht oder schwach vergrößert	Primärblatt
Berula angustifolia	schwach vergrößert	
Helosciadium nodiflorum .		
Mentha aquatica	schwach vergrößert	vorwiegend Primärblätter
Pulegium vulgare.		
P. v. var. *gibraltaricum* . .		
Isnardia palustris		
Lysimachia nummularia .		
Nasturtium officinale. . .	schwach vergrößert	z. T. Primärblätter, z. T. Folgeblätter
N. amphibium	Primärblätter schwach vergrößert; Folgeblätter nicht vergrößert oder schwach reduziert	
Gratiola officinalis		
Lythrum Salicaria		
Elodes palustris		
Teucrium Scordium . . .	wenig vergrößert	vorwiegend Folgeblätter
Peplis Portula		
P. P. var. *longidentata* . .		
P. erecta.		

Aus dieser Gruppe seien als Beispiele genannt:

Ranunculus reptans, der mit *R. flammula* nahe verwandt ist, aber trotzdem eine eigene Art bildet, die in der Kultur nicht in diese letztere übergeführt werden kann. Die Landform bildet am Rande der Schweizer Seen auf dem nackten Kiesboden kleine Rasen mit horizontal hingestreckten Stengeln, die an den wurzelnden Knoten kleine spatelförmige Blättchen mit isolierten gelben und gestielten Blüten erzeugen. Die Wasserform dagegen bildet an den gleichen Lokalitäten, aber stets unter Wasser lange kriechende Rhizome mit fadendünnen Internodien, an deren Knoten die Wasserblätter stehen in Form von pfriemlichen Gebilden, die nicht selten eine leicht abgeplattete Spitze, also eine rudimentäre Spreite haben. Diese pfriemenartigen Gebilde sind keineswegs an das Wasserleben gebunden; sie entstehen bei der in Kultur gehaltenen Landpflanze regelmäßig am Anfang und am Ende jeder Vegetationsperiode. Sie bilden also unabhängig vom Wasser einen regelmäßig wiederkehrenden Bestandteil der Vegetationsperiode; es sind somit Primärblätter, und die submerse Form ist nichts weiter als eine auf dem Primärblattstadium stehen gebliebene Pflanze.

Bei *Nasturtium amphibium* var. *incisum* ist schon lange bekannt, daß die submerse Form große kammförmig geteilte Blätter erzeugt ähnlich wie *Hottonia*, während die späteren am Blütenschaft auftretenden ungeteilt oder höchstens noch grob gekerbt sind. Wird die Pflanze durch zu große Wassertiefe verhindert über den Wasserspiegel emporzukommen, so bleibt

sie nur schwach verzweigt und erzeugt auch da noch Folgeblätter, welche im Durchschnitt wohl kleiner sind wie diejenigen der Luftsprosse. Bei der auf dem Land kultivierten Form kommen die beiden Blattformen ebenfalls zur Entwicklung, nur mit dem Unterschied, daß die kammförmig gespaltenen Blätter kleiner bleiben als die submersen, und daß die Folgeblätter der atmosphärischen Luft größer werden als die submersen. Das kammförmig geteilte Blatt ist also auch da eine regelmäßig wiederkehrende Blattform, eine Primärblattbildung.

Bei *Lythrum Salicaria* ist das sitzende breit lanzettliche Blatt, wie es der blühenden Pflanze zukommt, ein Folgeblatt; während das Primärblatt bis jetzt übersehen worden ist. Bei kultivierten Landformen kommt es an der Basis neuer Sprosse stets zur Entfaltung und ist dann lineal lanzettlich bis breit elliptisch und vorn stets breit abgerundet. Bei der submersen Pflanze kommen diese Primärblätter stets zu viel stattlicherer Entfaltung, sie sind zahlreicher als bei der Landform und sind schon infolge ihrer zarthäutigen Beschaffenheit auffallend. Wird die Pflanze in größerer Wassertiefe kultiviert, welche das Emportauchen unmöglich macht, so kommen die Folgeblätter trotzdem zur Entfaltung; sie sind stets zarter als die Luftblätter und oft eigenartig wellig gebogen; während die submersen Sproßachsen nicht verzweigt sind oder doch nur ausnahmsweise da und dort einen Seitenast bilden.

Gruppe B

umfaßt homoblastische Arten, die Luft- und Wasserblätter bilden. Es findet bei ganz submerser Lebensweise stets eine Streckung der Achsenteile statt, sowie eine starke Vergrößerung der Blattflächen, die stets eine zarte und meist durchsichtige Konsistenz annehmen.

Die submerse Form bleibt in der Regel steril; eine Ausnahme machen nur einige *Elatine*- und *Polygonum*-Arten. Ein Fortleben ist beim Standortswechsel nur dann möglich, wenn eine Umbildung der Wassersprosse in Luftsprosse und damit eine Neubildung von Blättern stattgefunden hat. Eine Reihe der hierher zählenden Wasserformen ist bis heute unbekannt geblieben, da eine richtige Bestimmung steriler Formen bald sehr schwierig, bald unmöglich ist.

Die folgende Tabelle enthält die hierher zählenden Formen:

Spezies:	Blattform:
Pilularia globulifera *P. minuta* *Juncus supinus* *J. pygmaeus* *J. lamprocarpus*	stets zylindrisch, pfriemlich oder fadenförmig

Spezies:	Blattform:
Scirpus lacustris *S. fluitans* *Hippuris vulgaris*	stets abgeflacht, lineal, bandartig
Butomus umbellatus	lineal und 3-seitig abgeplattet
Veronica scutellata	lineal-lanzettlich langsam zugespitzt
Polygonum Hydropiper *P. minus* *P. mite* *Veronica Anagallis* *V. aquatica* *V. Beccabunga* *Myosotis palustris* *M. caespitosa*	länglich-lineal bis eiförmig
Elatine triandra *E. hexandra* *E. macropoda* *E. Hydropiper* *E. campylosperma*	länglich bis löffelartig, gestielt bis sitzend
Cardamine parviflora	einfach fiederschnittig

Als Beispiel diene *Butomus umbellatus*. Das horizontale und kriechende Rhizom der Landpflanze erzeugt eine Reihe grundständiger, linealer, etwa 40 cm hoher und bis 7 mm breiter Laubblätter, die dreiseitig abgeplattet und oberseits stark gefurcht sind. Der stets vorhandene Blütenstand besteht aus einem bis 50 cm langen Stengel, der oben mit einer großen Blütendolde endigt. Die submerse Wasserform, die sowohl im stehenden als auch im fließenden Wasser vorkommt, bleibt stets steril, erzeugt dagegen Laubblätter, die bis 270 cm lang werden, sind jedoch zumeist schmäler als die Luftblätter; außerdem aber sind die Wasserblätter im Gegensatz zu den Luftblättern sehr elastisch, weich und oberseits nicht oder doch nur sehr schwach gefurcht; schließlich sind die Wasserblätter hellgrün, während die Luftblätter dunkelgrün sind.

Gruppe C

umfaßt homoblastische Arten mit Luft- und Schwimmblättern; das Schwimmblatt dieser Arten liegt mit einem kleineren oder größeren Teil der Spreite auf dem Wasserspiegel und schwimmt; auch da nimmt das Schwimmblatt im Vergleich zum Luftblatt eine sehr schlaffe Beschaffenheit an. Es zählen bis jetzt nur wenige Arten hierher, so: *Sparganium simplex*, *Glyceria fluitans* und *Agrostis pallida*. Die Schwimmblattformen von *Sparganium simplex* können zur Blüte gelangen, bleiben aber an den meisten Standorten, die bald stehendes, bald fließendes Wasser enthalten, steril. Häufiger

kommen die von *Glyceria fluitans* zur Blüte. Die von *Agrostis pallida*, die oft zu vielen Tausenden den Wasserspiegel in den kleinen Süßwassersümpfen Algeriens bedeckt, habe ich bis jetzt nur steril kennen gelernt.

Gruppe D

umfaßt heteroblastische Arten mit Luftblättern und Wasserblättern; auch da findet bei der Anpassung an submerse Lebensweise eine starke Flächenvergrößerung statt. Die submerse Pflanze erzeugt normalerweise nur eine Blattform, nämlich das Primärblatt; und wir dürfen solche Formen als Hemmungsbildungen bezeichnen, die auf einem Jugendstadium stehen geblieben sind. Bei der Landform kommt das Primärblatt ebenfalls zur Entfaltung, nur eben in verkleinerter Gestalt. Das Folgeblatt wird bei submerser Lebensweise normalerweise ganz unterdrückt oder doch stark in den Hintergrund gedrängt, bildet dagegen für das Blütestadium der Seichtwasser- oder Landform das wichtigste Assimilationsorgan.

Die folgende Liste enthält die hierher gehörigen Arten:

	Form des Wasserblattes	Deutung des Wasserblattes
Litorella lacustris	zylindrisch, pfriemlich oder fadenförmig	Primärblatt
Juncus heterophyllus		
Preslia (Mentha) cervina	abgeflacht, lineal und zugespitzt	
Elatine Brochoni	Primärbl. länglich, gestielt Folgebl. nierenförmig sitzend	z. T. Primärblatt z. T. Folgeblatt
E. Alsinastrum	handförmig gespalten	Primärblatt
Oenanthe aquatica	mehrfach fiederschnittig	
Oe. fluitans		
Oe. fistulosa		
Sium latifolium		
Helosciadium inundatum		
Eryngium Barrelieri	ei-länglich und langgestielt	

Greifen wir nun einige Beispiele heraus:

Litorella lacustris bildet eine weit verbreitete submerse Wasserform mit fadendünnen, kriechenden Rhizomen und pfriemlichen drehrunden Blättern. Die stets zur Blüte gelangende Landform dagegen erzeugt zylindrische und schwach dorsiventrale Blätter, die auf der Oberseite stets durch eine schwache Furche ausgezeichnet sind. Am Anfang und auch am Ende der Vegetationsperiode erzeugt jedoch die Landform ebenfalls stielrunde zylindrische Blätter, die nur durch ihre geringe Größe von Wasserblättern abweichen. Das zylindrische Blatt ist also ein stets wiederkehrender Bestandteil des Vegetationszyklus und muß somit als Primärblatt aufgefaßt werden[1]).

1) So nach Kerner von Marilaun (Pflanzenleben 2. Aufl. Bd. II S. 452); ich selbst habe die Blattentwicklung noch nicht nachprüfen können.

Preslia (*Mentha*) *cervina* ist eine in Südeuropa und Nord-Afrika einheimische Pflanze mit auffälligen Blattdifferenzen. Das Wasserblatt ist etwa fingerlang, lineal lanzettlich und in eine lange und feine Spitze ausgezogen; dabei hellgrün und sehr elastisch. Das Folgeblatt dagegen, welches das Blütestadium charakterisiert, ist länglich bis lineal, kaum 2 cm lang, hart, mit meist zurückgeschlagenen Rändern, dicht mit dunkeln Drüsen besetzt und aromatisch duftend. Das Äquivalent des Wasserblattes kommt bei der von mir schon 2 Jahre lang außerhalb des Wassers kultivierten Pflanze ebenfalls zur Entwicklung in Form von kurzen abgeflachten linealen Blättchen, die nach oben scharf zugespitzt sind; sie erscheinen nur in geringer Anzahl und nur für kurze Zeit. Das Wasserblatt ist also auch da ein Primärblatt.

Bei *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*, *Helosciadium inundatum* und *Apium crassipes* sind die submersen Wasserblätter infolge ihres auffälligen Habitus schon längere Zeit bekannt; sie sind stets mehrfach gefiedert oder mehrfach fiederschnittig und meist mit haarfeinen Endsegmenten versehen, die beim Ausheben aus dem Wasser »zusammenfallen«.

Die Folgeblätter, die normalerweise nur am blühenden Individuum bei Seichtwasser- und Landformen auftreten, sind im Vergleich zu den submersen weniger geteilt und besitzen kurze längliche oder eiförmige Blattsegmente; die von *Sium latifolium*, *Helosciadium inundatum* und *Apium crassipes* sind sogar nur einfach gefiedert. Viele und jahrelang fortgesetzte Kulturen beweisen, wie auch bei der Landpflanze eine scharf ausgeprägte Heterophyllie zu sehen ist; das Äquivalent der Wasserblätter kommt regelmäßig zur Entwicklung in Form von mehrfach geteilten Luftblättern, die ebenfalls in lineale haarfeine Zipfel auslaufen, und welche sich von den homologen Wasserblättern im wesentlichen nur durch ihre geringe Größe unterscheiden. Das reich geteilte Wasserblatt ist also auch da eine Primärblattbildung, die einen stets wiederkehrenden Bestandteil des Vegetationszyklus bildet.

Hinsichtlich der *Oenanthe aquatica* sei hier noch bemerkt, daß in der alten *O. aquatica* sicherlich zwei Spezies enthalten sind, die biologisch wesentlich von einander verschieden sind. Die eigentliche *O. aquatica* ist eine dem stehenden Wasser angehörige Pflanze, die aufrechte Achsen bildet, oft von beträchtlicher Dicke und deren Wasserblätter stets in haarfeine Zipfel sich auflösen. Die von mir als *O. fluitans* dagegen bezeichnete Pflanze gehört dem strömenden Wasser an und ist in dem Stromgebiet des Rheins, insbesondere im Elsaß weit verbreitet. Die Pflanze bildet submerse bis 235 cm lange Sprosse, die ganz der Strömung des Wassers folgen; die Endsegmente der Wasserblätter sind im Gegensatz zu den fadenförmigen der *O. aquatica* stets flossenartig verbreitert; eine Eigenschaft, die auch bei längerer Kultur im stehenden Wasser beibehalten wird. Die Folgeblätter der *O. fluitans* sind habituell denen der *aquatica* ähnlich, besitzen aber viel größere und breitere Blattsegmente. Abgesehen

von den genannten Unterschieden gibt es sonst noch eine Reihe anderer, auf die ich hier jedoch nicht näher eingehen kann.

Schließlich sei aus dieser Gruppe noch *Eryngium Barrelieri* erwähnt, welche in all den kleinen Süßwassersümpfen vorkommt, die die afrikanische Küste des Mittelmeers begleiten. *E. Barrelieri* ist, soviel bis jetzt bekannt ist, der einzige amphibische Vertreter innerhalb dieser xerophytischen Gattung. Im März und April erzeugt die Pflanze grundständige und langstielige Primärblätter, die mit ihrer länglichen ganzrandigen und saftig grünen Spreite über den Wasserspiegel emporragen; man trifft dann in ihrer Gesellschaft noch eine Reihe sonstiger Wasserpflanzen an, so z. B. *Isoëtes velata*, *Pilularia minuta*, *Marsilia diffusa*, *Apium crassipes*, *Ranunculus ophioglossifolius* und Wasserranunkeln. Bleibt nun der Wasserspiegel ein konstanter, wie ich das durch Kulturversuche im Botanischen Garten feststellte, so bleibt die Pflanze auf diesem Stadium stehen ohne zur Blüte zu gelangen. Normalerweise zieht sich aber das Wasser im Sommer von diesen Standorten zurück und damit ist die Bedingung für die Blütenbildung gegeben.

Bei der Landform von *Eryngium Barrelieri*, die ebenfalls im Freien nicht selten ist, entwickeln sich die Primärblätter ebenfalls, nur bleiben sie klein und sind fast stiellos. Die Folgeblätter sind zum Teil gestielt, zum Teil sitzend und 3-lappig, aber stets durch schwache Randdornen ausgezeichnet; normalerweise kommen sie nur am blühenden Individuum zur Entfaltung, doch gelingt es unter Umständen sie auch unter Wasser zur Entfaltung zu bringen; nur bleiben dann die betreffenden Blütenstengel steril.

Gruppe E

umfaßt heteroblastische Arten mit Luftblättern, Schwimmblättern und Wasserblättern. Das Schwimmblatt ist morphologisch bald ein Primärblatt, bald ein Folgeblatt, zeigt aber im Vergleich zum homologen Luftblatt stets eine Flächenvergrößerung. Das Wasserblatt ist morphologisch ebenfalls bald als Primärblatt bald als Folgeblatt aufzufassen und zeigt bei den einen eine Flächenvergrößerung, bei den anderen jedoch eine Flächenreduktion.

a. Zunächst seien diejenigen Arten hier erwähnt, bei denen sowohl das Schwimmblatt als auch das Wasserblatt eine Flächenvergrößerung aufweist; so bei:

	Deutung des Schwimmblattes	Deutung des Wasserblattes
Sagittaria sagittifolia *Echinodorus ranunculoides* *E. r. var. repens* *Marsilia hirsuta*	Folgeblätter	vergrößerte Primärblätter

Die drei erstgenannten Alismaceen habe ich bereits früher eingehend behandelt, weshalb ich auf das seinerzeit Ausgeführte hinweisen kann; nur das eine sei auch hier nochmals kurz hervorgehoben, daß das lineale Wasserblatt dieser Arten ebenfalls ein Primärblatt ist, das bei der Landform regelmäßig zur Entwicklung kommt, nur eben in verkleinerter Form.

Marsilia hirsuta nimmt innerhalb ihrer Gattung eine Sonderstellung ein. Während bei den übrigen Arten im tiefen Wasser das Folgeblatt in veränderter Form auftritt, kehrt *M. hirsuta* in ca. 80—200 cm tiefem Wasser auf das Primärblattstadium zurück. Die Pflanze macht bei dieser Wassertiefe zunächst noch einen schüchternen Versuch, Schwimmblätter zu bilden, deren Entwicklung jedoch bald aufhört zu Gunsten der Primärblätter. Diese sind löffelförmige und mehrere Zentimeter lange Gebilde, bestehend aus Blattstiel und rundlicher scheibenartiger Blattfläche. Ist der Wasserstand für lange Zeit ein sehr hoher, so bleibt die Pflanze in der Tat auf diesem Primärblattstadium stehen; so habe ich einige Kulturen von *M. hirsuta* im Heidelberger Botanischen Garten, die schon ein ganzes Jahr lang nur diese eine Blattform erzeugen und in der üppigsten Weise fortvegetieren. Diese Eigentümlichkeit hängt jedenfalls zusammen mit den kleinen winzigen am Rhizom befindlichen Knöllchen, die an andern Arten fehlen, und die bei ihrer Auskeimung sich biologisch ähnlich verhalten wie keimende Sporen. In diesen sowohl wie in jenen sind wohl zu wenig Reservestoffe aufgespeichert, die die Pflanze nur zur Bildung primitiver Assimilationsorgane befähigen.

b. In zweiter Linie kommen eine Reihe von Arten hier in Betracht, die weniger gut als die unter a. genannten Arten dem Wasserleben angepaßt sind. Das Schwimmblatt läßt im Vergleich zum äquivalenten Luftblatt im allgemeinen eine Flächenvergrößerung erkennen; doch tritt dieselbe, wenn wir absehen von dem stets verlängerten Stiel, an der Spreite selbst nicht immer deutlich hervor. Das Wasserblatt verhält sich verschiedenartig; wo es überhaupt bekannt ist, ist es im Vergleich zum Luftblatt entweder reduziert oder seltener von diesem in der Größe nicht verschieden.

Hierher gehören:

	Deutung des Schwimmblattes	Deutung des Wasserblattes
Ranunculus lateriflorus *Jussiaea grandiflora* *Ranunculus ophioglossifolius*	Primärblätter	unbekannt
R. sceleratus *R. Philonotis* *R. Flammula*	vorwiegend Primärblätter	z. T. reduzierte Primärbl. z. T. reduzierte Folgebl.

	Deutung des Schwimmblattes	Deutung des Wasserblattes
Limosella aquatica *Trifolium resupinatum* *Marsilia pubescens* *M. quadrifolia* *M. diffusa*	Folgeblätter	da, wo bekannt, sind es Folgeblätter, die bald reduziert, bald nicht reduziert sind.

Als Beispiel aus dieser Gruppe diene *Marsilia pubescens*, die in Südeuropa zu Hause ist. Auf dem Land erzeugt die Pflanze kurze, meist wenige Zentimeter lange Rhizome, die an äußerst kurzen Internodien 4-zählige Spreiten tragen und an der Basis dicke Kapseln, so daß das Rhizom mit zwei Reihen von Kapseln dicht besetzt erscheint. In etwa 20—50 cm tiefem Wasser bildet das Rhizom lange Sproßinternodien mit isolierten, langstieligen Schwimmblättern, deren 4-zählige Blattspreite viel größer wird als die Luftblattspreite. Im 80 cm tiefen Wasser dagegen ist die Streckungsfähigkeit der Schwimmblattstiele überschritten, und demzufolge tritt eine Reduktion von Sprossen und Blättern ein. Die Internodien erreichen nur wenige Millimeter Länge, die Laubblätter bilden wenige Zentimeter lange pfriemliche Gebilde, die an der Spitze noch eine winzige rudimentäre und 2—4-zählige Spreite tragen.

Ferner sei noch bemerkt, daß das Vorkommen von Wasserblättern noch nicht für alle obengenannten Arten nachgewiesen ist. Für *Ranunculus lateriflorus*, *Jussiaea grandiflora*, *Ranunculus ophioglossifolius* und *Trifolium resupinatum* sind bis jetzt solche nicht bekannt. Für *Ranunculus Philonotis*, *R. Flammula* und *Limosella aquatica* sind als Wasserblätter zum Teil reduzierte Primärblätter, zum Teil reduzierte Folgeblätter bekannt.

Bei *Ranunculus sceleratus*, *Marsilia quadrifolia* und *M. diffusa* sind die mir bis jetzt bekannt gewordenen Wasserblätter als Folgeblätter zu deuten, die sich von diesen hauptsächlich durch ihre zarte Konsistenz unterscheiden.

Gruppe F

umfaßt nur wenige homoblastische Arten mit einheitlichem Aufbau. Alle besitzen horizontal kriechende Rhizome, an deren Knoten sich isolierte Halme nach oben zu erheben, und diese enden mit kleinen und terminalen Ährchen. Bei der Landform bleiben Rhizome, Internodien und Halme stets kurz; wobei letztere stets zur Blütenbildung schreiten. Bei der untergetauchten Wasserform dagegen findet eine Streckung von Internodien und Halmen statt, die nunmehr steril bleiben. Sowohl bei der Land- als auch bei der Wasserform bilden die Halme die wichtigsten Assimilationsorgane, während die vorhandenen Blätter nur in Form von kurzen und röhrigen Gebilden an der Basis der Halme entwickelt sind, die infolge ihrer sonst

häutigen Beschaffenheit sich an der Assimilationsarbeit so gut wie nicht beteiligen. Die Anpassung an submerse Lebensweise beruht also auch da auf einer Flächenvergrößerung nur mit dem Unterschied, daß wir es hier mit größer werdenden Sprossen und nicht mit größer werdenden Blättern zu tun haben.

Hierher gehören folgende Arten:

Heleocharis palustris; die Land- und Seichtwasserformen sind weit verbreitet; die Wasserform habe ich bis jetzt nur durch Kultur im Botanischen Garten gewonnen; doch findet da stets ein allmähliches Absterben der Rhizome statt. Die bei der Seichtwasserform häufig vorkommenden sterilen Halme sind offenbar dadurch entstanden, daß die Pflanze zu lange unter Wasser verweilte, wodurch die Anlage von Blütenähren unmöglich wurde. Etwas besser ist offenbar *H. amphibia* der submersen Lebensweise angepaßt, die aus Amerika stammt und sich schon seit vielen Jahren bei Bordeaux eingebürgert hat. Die zwei kleinsten hierher zählenden Arten, die sich offenbar am besten dem Wasserleben anpassen können, sind *Heleocharis acicularis*, die in Süßwasserteichen weit verbreitet ist, und *H. parvulus*, der habituell dem erstgenannten völlig gleich sieht, aber ein Bewohner von Brackwassersümpfen ist, woselbst er in der Nähe der Küste, besonders im Delta größerer Flüsse oft große zusammenhängende Rasen bildet. Biologisch verhalten sich die drei letztgenannten genau ebenso wie *H. palustris*.
